Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*-Filamente nebst Bemerkungen über Stoßreizbarkeit

(II. Mitteilung)

von

L. und K. Linsbauer.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Wiener Universität.

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Dezember 1906.)

Unsere im Vorjahre durchgeführten Versuche mit *Centaurea*-Filamenten lenkten unsere Aufmerksamkeit auf eine Reihe offener Fragen bezüglich des Vorganges der seismonastischen Reizung. Die vorliegende Mitteilung bringt einen bescheidenen Beitrag zu deren Beantwortung; über ausgedehntere Versuche hoffen wir nach der kommenden Vegetationsperiode berichten zu können.

Reizschwelle.

Bei der Ermittlung der Reizschwelle für Stoßreize kann es sich naturgemäß nur um die Bestimmung der minimalen Reizgröße handeln, welche unter gewissen äußeren Bedingungen eben noch eine Reaktion auslöst (Reaktionsschwelle). Die Empfindlichkeitsschwelle im eigentlichen Sinne des Wortes, d. h. dasjenige Minimum der Reizgröße, welches noch perzipiert wird, ohne sich in erkennbarer Weise als Bewegung manifestieren zu müssen, liegt voraussichtlich tiefer, doch ist dermalen ihre Ermittlung ausgeschlossen. Ihre Bestimmung ist

an die Möglichkeit einer Summation intermittierender Reize[1] geknüpft, von denen jeder einzelne nicht hinreicht, eine Reaktion auszulösen.

a) Versuche mit fallenden Tropfen.

Zur Ermittlung der geringsten Stoßkraft, welche an den *Centaurea*-Filamenten noch zu einer Reaktion führt, gingen wir zunächst in der Weise vor, daß wir Tropfen destillierten Wassers aus einer entsprechend adjustierten, in ein Kapillarrohr mündenden Bürette auf die in horizontaler Lage befindlichen, von der Korollenröhre befreiten Filamente aus bestimmter Höhe fallen ließen und den Eintritt der Reaktion mit Hilfe des Wiesner'schen Horizontalmikroskopes[2] beobachteten. Das Gewicht der Tropfen läßt sich natürlich einfach aus dem Tropfendurchmesser oder — weniger genau — aus der Quantität des abfließenden Wassers bestimmen oder nach der von Wiesner angegebenen Methode[3] berechnen. Wie wir uns durch vielfache, nach den verschiedenen Methoden ausgeführten Messungen überzeugten, ist das Tropfengewicht bei bestimmtem Durchmesser der kapillaren Rohrmündung unter sonst gleichen Umständen konstant. Mit Verkleinerung des Mündungsdurchmessers sinkt die Tropfengröße nur bis zu einem bestimmten Maße; durch eine weitere Verengerung der kapillaren Öffnung läßt sich jedoch eine Abnahme des Tropfengewichtes nicht mehr erzielen. Das geringste Tropfenvolumen, welches wir zu erreichen vermochten, betrug 7·24 mm^3, das Gewicht demnach annähernd 7·24 *mg*.

Aus einer größeren Versuchsreihe mit *C. jacea* und *C. rhenana* soll hier beispielsweise nur ein Experiment angeführt werden.

C. jacea. 5. August, 5^h p. m.

Zimmertemperatur = 21·8°·C.; relative Luftfeuchtigkeit = 63 %.

---

[1] Vergl. unten p. 1746.

[2] Zeitschr. für wiss. Mikrosk. u. mikr. Technik, 1893, Bd. X.

[3] Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, 1897, Bd. XIV.

Tropfendurchmesser = 2·40 *mm.*

Fallhöhe = 11·4 *mm.*

Länge des Filamentes = 0·4 *cm.*

Der erste in der Mitte eines in schwach konvexem Bogen nach oben gerichteten Filamentes auffallende Tropfen löst eine maximale Reaktion aus (d. h. das Filament legt sich völlig an den Griffel an).

Die Trichome des Filamentes werden beim Auftreffen derartiger Tropfen nicht merklich deformiert.

Die Durchbiegung des Filamentes infolge des mechanischen Aufschlagens derartiger Tropfen beträgt jedenfalls weniger als $^1/_2$ Teilstrich des Okularmikrometers (i. e. $<$ 0·04 *mm*).

Wie aus diesem Versuche bereits hervorgeht, reichte diese Methode nicht aus, die Empfindlichkeitsgrenze zu bestimmen. Sie führte jedoch zu einem andern, interessanten Ergebnisse.

Eine Durchbiegung des Filamentes, welche nie mehr als 0·04 *mm* betrug, hatte stets eine deutliche Reaktion zur Folge. Klemmt man jedoch die Korollenbasis fest und drückt man hierauf in axialer Richtung gegen die Antherenröhre, so kann man ein Filament so stark krümmen, daß die Durchbiegung den acht- bis zehnfachen Wert und oft noch mehr erreicht, ohne daß eine Reaktion ausgelöst würde. Daraus geht wohl hervor, daß eine lokale Deformation des Filamentes, beziehungsweise ein steileres Druckgefälle die Reaktion wesentlich begünstigt.

Diese Erkenntnis ist für die Beurteilung mancher Beobachtungstatsachen auf unserem Gebiete von Wichtigkeit.

Zunächst geht daraus die Bedeutung mancher Stimulatoren klar hervor; sie übertragen nicht allein einen Stoß auf das reizbare Gewebe, sondern bewirken überdies offenbar gleichzeitig eine Lokalisierung der Deformation.

Aber auch in anderer Beziehung scheinen uns die obigen Darlegungen nicht unwichtig zu sein.

Werden die Filamente von *Portulaca grandiflora*[1] gebogen und dabei nur die Antheren berührt, so tritt keine oder

[1] G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., Leipzig, 1906, p. 23.

nur eine schwache Reaktion auf. Ein senkrecht gegen die Oberfläche des Filamentes gerichteter Druck hingegen hat ebenso wie ein sanftes Anfassen der Filamente mit einer Pinzette, wobei eine Biegung vermieden wird, eine energische Reaktion zur Folge. »Nicht die Biegung als solche« — sagt Haberlandt — »sondern der auf die Fühlpapillen des Filamentes ausgeübte Druck wirkt als Reiz.«

Die Ähnlichkeit im Verhalten von *Portulaca* mit dem oben geschilderten von *Centaurea* ist augenfällig. Der senkrechte Stoß oder der Druck der Pinzette kann ein viel steileres Druckgefälle zur Folge haben wie die gleichmäßige Biegung des ganzen Filamentes. Der Unterschied in der Stärke der Reaktion kann auf dieser Tatsache allein beruhen und nicht als Beweis gelten für die Rolle der papillösen Zellen als Sinnesorgane.

Eine ähnliche Überlegung gilt auch für die Filamente von *Opuntia*[1] u. a.; doch würde es zu weit führen, hier näher auf diese strittigen Punkte einzugehen.

b) Versuche mit fallenden Gewichten.

Um geringere Stoßkräfte erzielen zu können, wurde ein anderer Weg eingeschlagen. Wir stellten eine Anzahl »Reitergewichte« aus feinstem Platindraht (Durchmesser $= 0 \cdot 105$ *mm*) her, welche wie die Schenkel eines gleichschenkligen Dreiecks zusammengebogen waren. Während einer von uns den eventuellen Eintritt und Verlauf der Reizreaktion beobachtete, ließ der zweite den mit einer glatten Pinzette gefaßten Reiter möglichst auf die Mitte des horizontalen Filamentes fallen. Die Fallhöhe entsprach der jeweiligen Höhe der verwendeten Reiter. Eine einfache Rechnung ergibt für jeden Reiter die (lebendige Kraft) Bewegungsenergie der auffallenden Reitermasse und somit ein Maß der Intensität des Stoßes. Die nötigen Daten sind aus folgender Tabelle zu entnehmen.

---

[1] L. c., p. 17.

Nummer der Reiter	Länge in Millimetern	Gewicht in Milligrammen	Fallhöhe in Millimetern	Bewegungs-energie in Zenti-metergrammen
I	3·46	0·62	1	$0 \cdot 62.10^{-4}$
II	3·99	0·72	1·3	0·93 »
III	4·09	0·73	1·2	0·88 »
IV	4·85	0·87	1·6	1·39 »
V	5·13	0·92	1·8	1·66 »
VI	5·78	1·04	2·0	2·08 »
VII	8·93	1·60	3·5	5·60 »
VIII	9·00	1·62	3·6	5·83 »
IX	14·69	2·64	5·8	15·30 »
X	15·00	2·69	7·0	18·85 »
XI	18·00	3·23	7·0	22·62 »

Zahlreiche Versuche, welche mit gut reizbaren Filamenten aus eben geöffneten Blüten von *C. jacea* durchgeführt wurden, ergaben, daß die Reiter I bis V niemals eine Reaktion auslösten. Der Stoß des Reiters VI ergab hingegen in vereinzelten Fällen eine deutliche, wenngleich stets nur geringfügige Reaktion.[1] Reiter VII veranlaßte in der Mehrzahl der Fälle eine submaximale, nur vereinzelt eine maximale Reaktion, während eine solche durch Reiter IX ausnahmslos erzielt wurde. Die Reizschwelle liegt also für *C. jacea* unter günstigen Umständen (wie sie etwa an Sommertagen am normalen Standorte herrschen) bei einer Stoßkraft von $2 \cdot 08.10^{-4}$ *cmg.*[2]

---

[1] Die innere Fläche des Mittelfingers perzipierte erst den Stoß des Reiters VII.

[2] Dieser Schwellenwert hat natürlich nur bedingte Geltung, da sich die Pflanzen den natürlichen Verhältnissen entsprechend unter günstigen, wahrscheinlich aber nicht unter optimalen Bedingungen befanden. Überdies ist zu bedenken, daß Stöße gleicher Intensität einen verschiedenen Effekt hervorrufen können, je nach der Größe des Flächenstückes, welches getroffen wird. Diese Erscheinung, welche man in Analogie mit dem der Psychologie entnommenen Terminus »Extensität der Empfindung« als Reizextensität bezeichnen kann, wurde bisher unseres Wissens bei pflanzlichen Reizvorgängen

Aus diesen Versuchen geht ferner hervor, daß bei *C. jacea* in gleicher Weise, wie wir es in unserer ersten Mitteilung bereits für *C. americana* angaben, ein schwacher Reiz stets nur eine submaximale Reaktion zur Folge hat und keineswegs jeder perzipierte Reiz die volle Bewegungsamplitude auslöst.

Die Summation von Stoßreizen.

a) Versuche mit Centaurea-Filamenten.

In dem Falle, wo schwache Reize eine submaximale Reaktion auslösen, liegt die Annahme nahe, daß durch Summierung gleich starker Reize ein maximaler Effekt erzielt werden könne. Ebenso könnte unter Umständen eine Bewegung durch Summierung schwacher Stoßkräfte erzielt werden, von denen jede für sich keine Reaktion verursacht.[1]

Da wir keine Gelegenheit hatten, einen exakt funktionierenden Apparat für intermittierende und dabei außerordentlich schwache Stoßreize zu konstruieren, halfen wir uns in primitiver Weise dadurch, daß wir verschiedene Reitergewichte in möglichst kurzen Intervallen auf die Filamente auffallen ließen; da die Reiter nicht nach jedem Stoß wieder abgehoben werden konnten — das Abheben verursachte auch bei großer Vorsicht meist eine beträchtliche Deformation und Reizung der Filamente —, kam natürlich neben der Wirkung intermittierender Stöße auch eine zunehmende Druckwirkung durch das gesteigerte Gewicht der Reiter zu stande.

Die nachstehende Tabelle gibt zur Illustration einige Versuche wieder, welche mit gut reizbaren Filamenten von *C. jacea* durchgeführt wurden.

---

niemals eingehender untersucht, obgleich sich voraussichtlich gerade bei mechanischer und photischer Reizung interessante Beziehungen zwischen Extensität und Intensität des Reizes ergeben dürften. Wir hoffen gelegentlich eingehender hierüber berichten zu können.

[1] Vergl. oben p. 1742. Siehe auch Pfeffer, Bd. II, p. 442.

	Nummer der nacheinander auffallenden Reitergewichte[1]	Reaktionserfolg
Versuch 1	3 Reiter IV	0
Versuch 2	3 » IV	0
	1 » VI	0
	1 » VII	0
	1 » IX	submaximal
Versuch 3	2 » IV	0
	1 » VI	0
	1 » VII	submaximal
	1 » IX	maximal
Versuch 4	3 » IV	0
	1 » VI	0
	1 » VII	submaximal
	1 » IX	maximal
Versuch 5	3 » V	0
	1 » VI	0
	1 » VII	0
	1 » IX	submaximal

Aus diesen und andern Versuchen, die hier nicht weiter angeführt seien, ergibt sich zunächst, daß Reiter VII wie gewöhnlich eine submaximale Reaktion verursachte, daß die vorhergehenden Stöße aber, welche für sich keine Reaktion zur Folge hatten, auch unwirksam blieben, wenn sie mehrmals hintereinander auffielen.

Es wäre jedoch verfrüht, aus diesen Versuchen allein auf die Unmöglichkeit einer Summierung von Stoßreizen zu schließen. Es lag vor allem die Möglichkeit vor, daß die schwachen Stöße überhaupt nicht perzipiert wurden, d. h. keinerlei Veränderung in der reizbaren Struktur hervorriefen, wodurch natürlich die Möglichkeit einer Summierung ausgeschlossen ist. Es könnte auch die Relaxionszeit[2] kürzer sein als das Intervall zwischen zwei Stößen, wodurch natürlich gleichfalls eine Summation verhindert wird.

---

[1] 5 bis 6 Stöße erforderten einen Zeitraum von etwa $^1/_2$ Minute.

[2] Siehe Fitting, Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 41 (1905), p. 334.

Wir untersuchten daher die Wirkung intermittierender Stöße, von denen jeder für sich einen submaximalen Effekt auslöste. Es ergab sich aber auch hier, abgesehen von vereinzelten Ausnahmen, die sich aus der primitiven Methode hinreichend erklären, daß eine durch einen schwachen Stoß erzielte submaximale Reaktion weder durch schwächere noch durch eine Anzahl gleich starker Stöße gesteigert werden kann.

Man könnte einwenden, daß nur durch den mit jedem Stoß zunehmenden statischen Druck die Empfindlichkeit für Stoß herabgesetzt wird und infolgedessen eine Reaktionssteigerung durch intermittierende gleiche Stöße unterbleibt. Wir gelangen aber auch durch andere Versuche, gegen welche dieser Einwand entfällt, zu demselben Ergebnisse. Reizt man ein Filament schwach mit einer Borste, so daß nur eine geringfügige, unter dem Mikroskop aber deutliche Reaktion auftritt, so ist durch annähernd gleich starke, auch schnell hintereinander erfolgende Stöße eine Steigerung der Reaktion nicht erzielbar, die auf jeden etwas heftigeren Stoß sofort eintritt.

Alle diese Versuche machen es mindestens wahrscheinlich, daß eine Summierung intermittierender Stoßreize bei *Centaurea*-Filamenten nicht möglich ist oder anders ausgedrückt, daß jeder Stoß das getroffene Filament vorübergehend für schwächere oder gleich starke Stöße inaktiviert, ohne die Empfindlichkeit vollständig aufzuheben.

b) Versuche mit Mimosa pudica.

Wenn es richtig ist, daß bei *Centaurea*-Filamenten eine Summation von Stoßreizen zu keiner Steigerung der Reaktion führt, so war zu erwarten, daß auch bei andern seismonastischen Pflanzenorganen sich ein ähnliches Verhalten konstatieren ließe. Wir wählten zu diesen Versuchen *Mimosa pudica*, mit welcher sich viel leichter und sicherer als mit *Centaurea*-Filamenten experimentieren ließ. Es standen uns eine Reihe schöner Exemplare in der Wiener biologischen Versuchsanstalt zur Verfügung, in deren Gewächshaus auch die

erforderlichen Experimente durchgeführt wurden. Der Leitung der Versuchsanstalt sei hiemit für das stets bewiesene Entgegenkommen unser aufrichtiger Dank ausgesprochen.

Die Experimente wurden im Gewächshause bei einer Temperatur von 19° C. durchgeführt, so daß die Reizbarkeit in erwünschter Weise etwas herabgesetzt war. Immerhin war die Reizbarkeit hinreichend groß, daß jeder ein Blättchen treffende Stoß, sofern er perzipiert wurde, »explosionsartig die volle Bewegungsamplitude« (Pfeffer[1]) auslöste. Reizt man nun ein Blättchenpaar durch einen Stoß so stark, daß nur dieses allein in die Reizlage übergeht, und schneidet man sodann unter Vermeidung von Erschütterung eines der gereizten Blättchen an, so erfolgt augenblicklich ein Zusammenschlagen der konsekutiven Blättchenpaare, also eine Weiterleitung der offenbar durch die Verletzung gesteigerten Erregung. Werden durch den anfänglichen Stoß mehrere Blättchenpaare gereizt, so schreitet nichtsdestoweniger nach dem Anschneiden eines in der Reizlage befindlichen Blättchens die Reaktion fort. Durch eine Steigerung des Wundreizes, welche man leicht dadurch erzielen kann, daß man nacheinander den Medianus, das ganze Blättchen und schließlich den sekundären Blattstiel durchschneidet, kann man mit Sicherheit ein Weiterleiten der Erregung erzielen.

Aus derartigen Versuchen ergibt sich, daß die Blättchen von *Mimosa pudica,* gleichgültig ob sie durch Stoß oder Verletzung gereizt wurden, auch in der Reizlage ihre Sensibilität — wenigstens für hinreichend starke Wundreize — nicht

---

[1] L. c., p. 442. Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß es nur an der technischen Unmöglichkeit, Stoßreize in entsprechender Weise abzustufen, liegt, daß wir submaximale Reaktionen bei hochempfindlichen Mimosen nicht erzielen können. Für diese Anschauung spricht nicht allein der Eintritt submaximaler Reizeffekte bei herabgesetzter Sensibilität, sondern auch das nach Maßgabe der Stoßkraft verschieden weite Fortleiten der Erregung, das auch an hochempfindlichen Pflanzen zu beobachten ist. Zudem kann man nicht selten beobachten, daß sich Blättchenpaare (auch Endblättchen), welche indirekt (also durch eine zugeleitete Erregung) affiziert werden, nur unvollkommen erheben, also submaximal reagieren, während sie erst bei erneuter und entsprechend kräftigerer (primärer oder sekundärer) Erregung ihre maximale Bewegungsamplitude erreichen.

verloren haben. Der von Pfeffer[1] ausgesprochene Satz, »in den Gelenken von *Mimosa pudica* hat zudem die Inanspruchnahme durch eine einzelne Auslösung eine transitorische Sistierung der Reizbarkeit zur Folge«, trifft demnach wenigstens in dieser allgemeinen Fassung keineswegs zu.

Ob in der maximalen Reizlage befindliche Blättchen ebenso wie für Wundreize auch für Stoßreize sensibel geblieben sind, läßt sich natürlich nicht mit völliger Sicherheit entscheiden, da jeder heftigere Stoß gegen ein in der Reizlage befindliches Blättchen auch eine Erschütterung des ganzen Blattes zur Folge hat, so daß es unentschieden bleibt, ob von einem reagierenden Blättchen der Erschütterungsreiz direkt perzipiert wurde oder ob die Reaktion auf einer vom zunächst betroffenen Blättchen ausgehenden Erregung beruht. Jedenfalls scheint uns aber kein Grund zur Annahme vorzuliegen, daß sich gereizte Blättchen gegenüber Stoß- und Wundreizen verschieden verhalten, so daß es zumindestens im höchsten Maße wahrscheinlich ist, daß ein gereiztes Blättchen für Stoßreize ebenso wie für Wundreize sensibel geblieben ist.

Wir glauben demnach annehmen zu dürfen, daß ein einzelner Reizanstoß höchstens eine mehr oder minder weitgehende periodische Herabsetzung der Sensibilität, keineswegs aber ihre Sistierung veranlaßt.

Daß natürlich ein Reiz auch so heftig sein kann, daß die Herabsetzung der Empfindlichkeit tatsächlich einer totalen Sistierung gleichkommt, soll damit nicht geleugnet werden, doch würde es sich hier nur um den speziellen Fall extremer Reizung handeln.

Da also durch eine einzelne Auslösung die Sensibilität nicht völlig sistiert wird, ist gleichzeitig die Möglichkeit einer Summierung von Einzelreizungen gegeben.

Für unsere Versuche erwies sich die eingangs erwähnte Methode der fallenden Wassertropfen am geeignetsten. Da diese von der unbenetzbaren Blattoberfläche sofort abspringen, fällt in diesen Versuchen auch die störende Komplikation durch gesteigerten statischen Druck weg.

---

[1] Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 443.

Wir führen aus dem Versuchsprotokoll abermals nur einige Beispiele an.

Versuch 1. Die Tropfen fallen auf die Gelenke der Endblättchen auf.

Tropfengewicht = 7·24 *mg*; Fallhöhe = 21 *mm*; Stoßenergie = 0·015 *cmg*.

Geschwindigkeit: 100 bis 120 Stöße pro Minute.

Gesamtzahl der Stöße: 200.

Kein Reizeffekt.

Versuch 2. Tropfengewicht = 7·24 *mg*; Fallhöhe = 21 *mm*; Stoßenergie = 0·015 *cmg*.

Geschwindigkeit: 150 bis 170 Stöße pro Minute.

a) Die fallenden Tropfen treffen auf die Spitze eines der Endblättchen.

Zahl der Stöße: > 100.

Kein Reizeffekt.

b) Die Stöße werden gegen die Mitte des Blättchens gerichtet. Durch den ersten Stoß werden Endblättchen und drei folgende Blattpaare gereizt (auf einer Seite zeigt auch das 10. und 11. Blättchen eine schwache Aufrichtung, während die zwischenliegenden nicht reagierten).

Zahl der Stöße zirka 100.

Keine Verstärkung des Effektes.

c) Die Stöße erfolgen gegen das Gelenk des Blättchens.

Geschwindigkeit: 133 Stöße pro Minute.

Die Reaktion schreitet basipetal weiter.

Versuch 3. Tropfengewicht = 7·24 *mg*; Fallhöhe = 55 *mm*; Energie des Stoßes = 0·04 *cmg*.

Geschwindigkeit: zirka 100 Stöße pro Minute.

Tropfen gegen die Gelenke der Endblättchen gerichtet.

Auf den ersten Stoß fünf Blattpaare gereizt.

100 Stöße bewirken kein Weiterschreiten der Reaktion, die bei einem stärkeren Stoß gegen das Endblättchen sofort eintritt.

Versuch 4. Tropfengewicht $= 7\cdot24$ *mg*; Fallhöhe $=$ 13 *mm*; Energie des Stoßes $= 0\cdot01$ *cmg*.

Geschwindigkeit: 120 bis 134 Stöße pro Minute.

Tropfen gegen das vierte Blättchenpaar gerichtet.

Der erste Stoß bewirkt schwache Reaktion des getroffenen Blättchens.

60 Stöße bewirken weder eine Steigerung der Reaktion noch eine Weiterleitung des Reizes, welche sich nach einem stärkeren Stoße gegen das Blattpaar sofort einstellt.

Es ist unnötig, weitere Versuche anzuführen. Es ergibt sich aus ihnen übereinstimmend eine wichtige Analogie im Verhalten der Blättchen von *Mimosa* und den *Centaurea*-Filamenten gegen Stoßreize, die sich darin äußert, daß in beiden Fällen eine Summation von Stoßreizen nicht erzielbar ist. Dieses Verhalten findet wieder seine einfachste Erklärung in der Annahme, daß jeder Stoß zwar keine völlige Sistierung der Sensibilität des gereizten Organs zur Folge hat, jedoch eine transitorische Unempfindlichkeit für schwächere oder gleich starke Stöße hervorruft.

Ob diese Befunde eine auf die genannten seismonastischen Organe beschränkte Gültigkeit haben oder ob wir darin eine charakteristische Eigenschaft der Stoßreize zu erblicken haben, muß auf breiterer Basis angestellten Versuchen zur Entscheidung vorbehalten bleiben.[1] Es wäre aber möglich, daß sich darauf eine weitere wesentliche Unterscheidung[2] von

---

[1] Die bisherigen Erfahrungen über Erschütterungsreizungen können nicht ohneweiters herangezogen werden zur Entscheidung der Frage nach der Möglichkeit der Summation intermittierender Stoßreize, da eine andauernde Erschütterung auf das sensible Plasma ganz anders einwirken könnte als intermittierend wirkende einseitige Deformationen. Die Angaben über Summation von Stoßwirkungen bei *Dionaea* von Burdon-Sanderson (Proc. of the R. Soc., 1877, Bd. 25, p. 411) und Macfarlane (Biolog. lectures, 1894, p. 187) bedürfen wohl einer erneuten Nachprüfung.

[2] Stoß- und Tastreizbarkeit sind nach Pfeffer (Physiol., II., p. 443) an spezifische Sensibilitäten gebunden, unterscheiden sich daher wesentlich voneinander, wenngleich sich in den Reaktionsverhältnissen kein durchgreifender

Stoß- und Tastreizbarkeit begründen ließe. Wenigstens scheint letztere geradezu an eine Summation von Einzelreizen gebunden zu sein.

Bedeutung der Staubfadenhaare von Centaurea.

Während Haberlandt die Trichome an den Filamenten der *Centaurea*-Arten als spezifische Sinnesorgane zur Perzeption mechanischer Reize auffaßte, wurden wir auf Grund verschiedener Versuche zur Annahme gedrängt, daß die genannten Organe lediglich als Stimulatoren fungieren. Haberlandt hat unsere Auffassung in der Neuauflage seiner »Sinnesorgane« einer eingehenden Besprechung gewürdigt und die Möglichkeit zugegeben, daß die genannten Organe bei *C. americana* als Reizüberträger fungieren, gegen die Beweiskraft unserer Versuche an den übrigen untersuchten *Centaurea*-Arten jedoch einige Einwendungen erhoben und daher seinen früheren Standpunkt aufrecht erhalten.

Zunächst schließt Haberlandt aus der gelegentlichen Bemerkung, daß wir infolge bereits vorgeschrittener Jahreszeit unsere Versuche auf wenige *Centaurea*-Arten beschränkten,[1] daß wir unsere Experimente zu spät angestellt hätten, so daß die Reizbarkeit der Haare bereits stark herabgesetzt sein konnte. »Derartige Versuche müssen im Sommer, zur normalen Blütezeit, vorgenommen werden.« Unsere Versuche wurden aber, wie aus unseren Versuchsprotokollen hervorgeht, Mitte August bis Mitte September durchgeführt, eine Periode, welche für *C. jacea* und *rhenana*, um welche es sich hauptsächlich handelt — andere Arten wurden nur nebenbei erwähnt — wohl als normale Blütezeit gelten kann.[2] Die Angabe des Versuchsdatums war in der erwähnten Abhandlung weggeblieben, da wir die Bemerkung für hinreichend und maßgebend hielten,

---

Unterschied zeigt. Haberlandt sieht hingegen — gleichfalls unter Berufung auf Pfeffer — keinen prinzipiellen Unterschied zwischen beiden Arten von Empfindungsvermögen (l. c., p. 181).

[1] Damit sollte nur gesagt sein, daß wir nicht mehr Gelegenheit fanden, uns frisches Material anderer Art zu beschaffen.

[2] Nach Beck (Flora von Niederösterr., Wien, 1893) währt die Blütezeit von *C. jacea* von Juli bis September, von *C. rhenana* von Juni bis in den Herbst.

daß wir uns vor jedem Versuche von der guten Reaktionsfähigkeit der verwendeten Blüten überzeugt hätten.

Ein zweiter Einwand leugnet die Berechtigung, aus dem Ausbleiben der Reaktion bei Verbiegung einzelner Trichome diesen die Bedeutung von Sinnesorganen abzusprechen, da möglicherweise erst die Deformation mehrerer Sinneshaare gleichzeitig oder nacheinander eine so starke Reaktion auslöse, daß sie sich in einer Bewegung dokumentiere.

Diese Bemerkung ist nicht unberechtigt; unsere Beweisführung beschränkte sich jedoch keineswegs auf den bloßen Nachweis, daß beim Verbiegen »einzelner« Haare die Reaktion ausbleibt. Was uns bewog, die Trichome nicht als Fühlhaare anzuerkennen, war vielmehr der Nachweis, daß das Verbiegen »einzelner« Trichome (nicht eines einzelnen!) zu keiner Reaktion führte, solange die Verbiegung auf die Haare beschränkt blieb, jedoch sofort einsetzte, wenn gleichzeitig eine lokale, wenn auch geringfügige Deformation des Staubfadens eintrat.

Nichtsdestoweniger prüften wir die Frage neuerdings, da es uns wichtig erscheint, die Funktion der *Centaurea*-Trichome zweifellos aufzuklären, zumal wir hier in der selten günstigen Lage sind, das physiologische Experiment zur Erkennung von »Sinnesorganen« heranzuziehen, während dieses in den meisten Fällen, wie Haberlandt[1] mit Recht hervorhebt, als »direktes Erkennungsmittel« versagt.

Wir beschränkten uns diesmal auf *C. jacea* und *C. rhenana*, wohl die beiden empfindlichsten Arten unserer Flora, welche uns stets frisch zur Verfügung standen. Die Versuche wurden in der zweiten Hälfte des Juli und anfangs August bei verschiedenen, aber hauptsächlich bei hohen Sommertemperaturen teils im Freien, teils im Zimmer nach der in unserer ersten Abhandlung mitgeteilten Methode durchgeführt.

Die Trichome wurden nun unter dem Mikroskop mit einer Schweinsborste verbogen, und zwar einzeln, der Reihe nach hintereinander, in Gruppen von zwei bis fünf sowie gruppenweise hintereinander. Bei den spärlich behaarten Filamenten von *C. rhenana* gelingt es sogar, durch vorsichtiges Hin-

[1] L. c., p. 15.

streichen mit der Borste sämtliche Trichome nacheinander zu verbiegen. Eine Reizreaktion trat aber in allen Fällen wie bei den vorjährigen Versuchen nur dann ein, wenn durch kräftiges Verbiegen der Haare gleichzeitig das Filament verbogen oder gezerrt wurde. Da aber eine Reaktion ebenso eintritt, wenn das Filament verbogen und gezerrt wird, ohne daß man dabei die Trichome berührt, so können uns die neuen Versuche nur in der Meinung bestärken, daß die Reizperzeption nicht in den Trichomen erfolgt, daß diese also nicht als »Fühlhaare«, wohl aber als Reizüberträger in dem oben erwähnten Sinne fungieren.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die geringste Stoßenergie, auf welche ein Filament von *Centaurea jacea* noch reagiert (Reaktionsschwelle), beträgt unter günstigen Umständen $2 \cdot 08 . 10^{-4}$ *cmg*.

2. Die Steilheit des Druckgefälles begünstigt die Reizung der *Centaurea*-Filamente; die Rolle der Trichomstimulatoren besteht in diesem und wohl auch andern Fällen wesentlich darin, die Wirkung eines Stoßes in eine lokalisierte Deformation zu verwandeln.

3. Schwache Stoßreize lösen bei *Centaurea*-Filamenten ebenso wie bei wenig empfindlichen *Mimosa*-Blättchen nur submaximale Reaktionen aus. Bei einem höheren Grade der Sensibilität äußert sich bei *Mimosa pudica* die submaximale Reaktion infolge einer schwachen Reizung in einer Weiterleitung der Erregung auf eine beschränkte Anzahl konsekutiver Blättchen.

4. Die Blättchen von *Mimosa pudica* haben auch in der maximalen Reizlage ihre Empfindlichkeit für Wundreize, wahrscheinlich auch für Stoßreize nicht verloren. Durch einmalige Inanspruchnahme wird die Sensibilität demnach nicht »periodisch sistiert« (Pfeffer), sondern nur vorübergehend herabgesetzt.

5. Weder bei *Centaurea*-Filamenten noch *Mimosa*-Blättchen gelang es, den Reizeffekt durch Summierung intermittierender Stoßreize zu erhöhen. Diese Tatsache erklärt sich am einfachsten unter der Annahme, daß jeder Stoßreiz die Sensibilität für einen nachfolgenden schwächeren oder gleich starken (nicht aber für einen stärkeren) Stoß vorübergehend aufhebt.
